APRECIACIONES ACERCA DE LA "CASTRACION PARASITARIA"*

Miguel SCHULDT[1] y Lía I. LUNASCHI[2]

RESUMEN

El autor cuestiona la validez de la expresión "Castración parasitaria" tomando como referencia casos por él observados en *Palaemonetes argentinus* y en otros huéspedes naturalmente parasitados conocidos como clásicos (Verb. *Crustacea Decapoda*). Este concepto se aplica frecuentemente a varias alteraciones en las funciones reproductivas que no siempre se distinguen claramente de variaciones en la capacidad reproducida que puede ser más o menos seria.

SUMMARY

Appreciations of the concept "parasitic castration"

The authors question the utility of the term parasitic castration taking as a reference cases by them observed in *Palaemonetes argentinus* and in other hosts naturally parasited that are known as classics (i.e. Crustácea Decapoda). This concept is frecuently applied to various alterations in the reproductive function that not always are clearly distinguished from variations in the reproductive capacity which can be more or less serious.

INTRODUCCION

La denominación *castración parasitaria* semeja explícita por sí misma y no pareciera requerir aclaración acerca del ámbito (consorcio), los causantes (los parásitos) y los efectos (incidencia sobre la función reproductora) de un evento biológico circunscripto a algún estamento de las relaciones tróficas colaterales (Margalef, 1978).

En lo concerniente al encuadre socio-biológico de la castración parasitaria (CP) resulta cada vez más evidente que se trata más de una asociación muy particular de predación que de un caso de parasitismo, distinto de la predación y del parasitismo (Kuris, 1974).

Independientemente de cómo se denomine a los organismos que interaccionan con la función reproductora de un hospedador, interesan los efectos del huésped, la castración en sí, un concepto delimitado sólo en apariencia, como se aprecia al considerar algunas de las definiciones de CP. La noción CP se debe a los trabajos de Giard (1886) sobre crustáceos decápodos parasitados por rizocéfalos. Cheng (1978) define por CP a la "destrucción del tejido gonadal por un parásito". Baudoin (1975) opina que la CP es "*destruction or alteration of gonad tissue, reproductive behavior, hormonal balance or other modification of host reproductive effort above and beyond that which results from a nonselective use of host energy reserves by the parasite*".

La castración parasitaria ha sido constatada en diversos moluscos, crustáceos, insectos,

---

[1] Carrera de Investigador del CONICET.

[2] Carrera de Investigador de la CIC de la Provincia de Buenos Aires.

*Trabajo realizado en el Servicio de Patología del Hospital Ricardo Gutiérrez, La Plata, Pcia. de Buenos Aires.

equinodermos, peces y mamíferos; siendo los causantes de la misma tanto protozoarios como metazoarios, pudiendo citarse entre éstos a representantes de los siguientes grupos: turbelarios, trematodes digeneos, cestodes, nematodes, nematomorfos, crustáceos e insectos (Kuris, 1974; Baudoin, 1975; Pflugfelder, 1977; Beck, 1980; Reichenbach-Klinke, 1980; Rondelaud y Barthe, 1980; Rubiliani-Durozoi, et al., 1980; Abu-Hakima, 1984; Schuldt y Rodrigues-Capítulo, 1985). Los casos citados comprenden un amplio espectro de alteraciones en la fecundidad de los hospedadores, abarcando desde afecciones más o menos serias y directas de los órganos reproductores hasta influencias indirectas sobre la función reproductora, y en última instancia relacionadas con disfunciones de índole metabólica.

La amplitud del fenómeno de CP conduce en la práctica a incorporar a su ámbito a toda alteración más o menos severa de la función reproductora producida por terceros organismos e independientemente de que sus efectos sean permanentes o transitorios. Consecuentemente, considerando a la CP en el marco de poblaciones animales y de organismos, asistimos a una desconceptualización de la CP. Esta noción se torna aún más imprecisa si descendemos en los niveles de organización biológica (Odum, 1969) al ámbito tisular. Ambito al que se circunscribe este trabajo que tiene por objeto puntualizar las imprecisiones y los riesgos que conlleva el término CP cuando no media un conocimiento acabado de la dinámica reproductora del hospedador así como de las modificaciones histofisiológicas inherentes al accionar del huésped.

Un material particularmente apto a los fines propuestos lo constituye el camarón de agua dulce *Palaemonetes argentinus*, por ser conocido su ciclo reproductor (Goldstein y De Cidre, 1974; Schuldt, 1980) y establecer consorcios que interesan la función gonadal del mismo (Szidat, 1977; Schuldt et al., 1981; Schuldt, 1984; Schuldt y Rodrigues-Capítulo, 1985).

Es deseo de los autores que esta evaluación contribuya a erradicar la tendencia a recurrir a la denominación "castración parasitaria" ante el simple hecho de constatar el establecimiento de un consorcio que involucre al parénquima gonadal.

OBSERVACIONES SOBRE PATOBIOLOGIA GONADAL DE ORIGEN PARASITARIO EN *PALAEMONETES ARGENTINUS*

Con motivo del análisis del ciclo reproductor de *Palaemonetes argentinus* (Schuldt, 1980) fue posible observar que el camarón hospeda metacercarias de los trematodes digeneos *Levinseniella cruzi* y *Phyllodistomum* sp. (Schuldt et al., 1981; Schuldt, 1984) y un isópodo epicárido (*Probopyrus* cf. *oviformis*) (Schuldt y Rodrigues-Capítulo, 1985).

El análisis histopatológico de estas entidades que se hospedan en *P. argentinus* permitió constatar efectos directos sobre la función reproductora cuando el tejido gonadal es invadido por larvas de *Levinseniella* y *Phyllodistomum*; esta acción directa se vincula con los daños que ocasiona su presencia y la reacción tisular del hospedador de estos géneros. Otro es el caso de *Probopyrus* cf. *oviformis*. Cuando se trata de hembras que viven ectoparásitas en la cámara branquial de los camarones, desvinculadas físicamente de la gónada de *P. argentinus*, ejercen sobre ella (caso de los ovarios) una influencia decisiva, careciendo los mismos de oocitos en vitelogénesis. Contrariamente, cuando algunas larvas erráticas de *P.* cf. *oviformis* invaden los tejidos de *P. argentinus*, instalándose algunas de ellas en las inmediaciones de la gónada de los camarones, no inciden sobre el desarrollo ya sea del testículo o del ovario del hospedador (Schuldt y Damborenea, 1986).

El caso de *Levinseniella cruzi*

De las diversas localizaciones que se han podido determinar para este parásito, la incidencia parasitaria a nivel gonadal es de aproximadamente un 29% (Schuldt, et al., 1981), observándose que aun en los casos de infestación masiva la inhabilitación reproductora del camarón es parcial, a pesar de las características espectaculares que presentaba el cuadro inflamatorio, lo cual es especialmente manifiesto en el ovario. Un ejemplo lo constituye una hembra ovígera de *P. argentinus* con un número no determinado de encapsulaciones intraováricas (en la fig. 3 pueden observarse 13 de ellas); estas últimas afectan casi exclusivamente a la región de vitelogénesis del ovario, por lo que, si no media una orientación y secuencia apropiada de los cortes (frontales o sagitales, seriados o semiseriados), se juzgaría erróneamente la real influencia del parásito respecto de las regiones ováricas de previtelogénesis y premeiosis, ya que en estas últimas reside la capacidad de recomposición del *stock* oocitario. Por otra parte, es necesaria una adecuada valoración de los procesos inflamatorios observables en el ovario, ya que, por un lado la encapsulación de



Figs. 1-3: 1 y 2: Secciones transversas del céfalo-pereion de *Palaemonetes argentinus* con larvas de un probable *Phyllodistomum* (P) entre los lobulillos testiculares (1) y en el ovario (2) del camarón; 3: Sección sagital del ovario de *P. argentinus* con 13 encapsulaciones conteniendo metacercarias de un posible *Levinseniella*.

las metacercarias es fruto de un proceso inflamatorio, que en este caso requiere ser desligado de una reacción de la misma naturaleza y de tipo general, propia de un ovario recién desovado. En las figs. 4 y 5 se pueden apreciar las entidades estructurales y funcionales que proporcionan elementos de juicio a tener en cuenta para efectuar un diagnóstico del ovario en cuestión, que permita además pronosticar la evolución del órgano en función del tiempo, y que bien pueden integrar un protocolo tipo para el análisis de una gónada femenina de un crustáceo superior (Tabla 1).

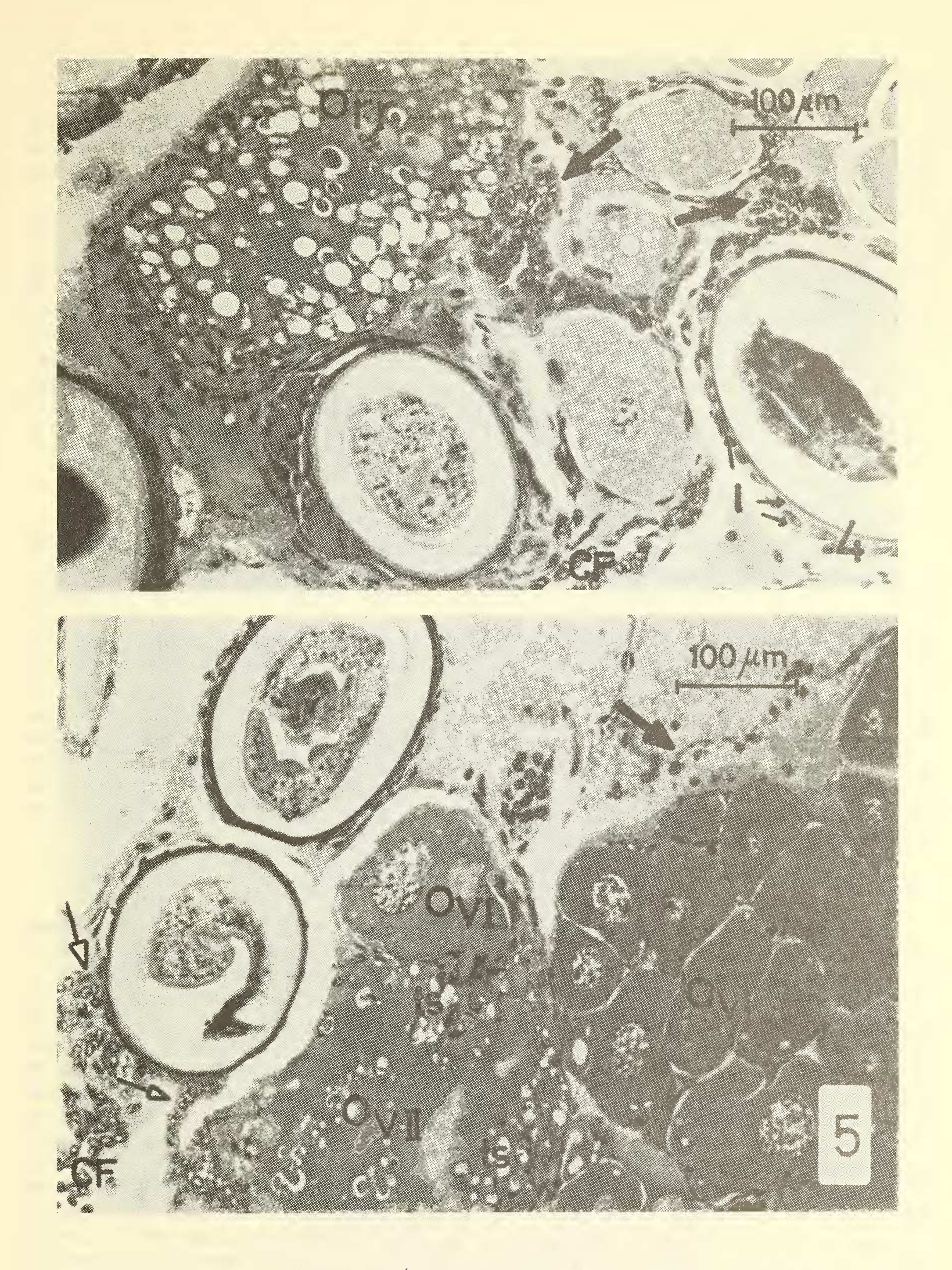
TABLA 1

Protocolo elemental para el análisis microanatómico del ovario de un crustáceo superior

a) Presencia y estado de las células goniales;
b) Estado de los contingentes oocitarios en previtelogénesis y vitelogénesis;
c) Existencia y extensión de procesos de reabsorción oocitaria ya sean directos o reaccionales;
d) Presencia de entidades y estructuras (o remanentes de éstas) relacionables con fenómenos de puesta:
   — Entidades vinculadas con el folículo II o de probable derivación del mismo (cisterna folicular, oocitos residuales, contingentes foliculares satelares, tejido folicular de sustitución y reservas intratecales).
   — Hemocitos.
   — La condición gonadal;
f) Reacciones tisulares consignadas.

Debe quedar en claro que con el listado de interrogantes de la tabla 1 no se pretende abarcar todas las incógnitas que pudieran presentarse, sino simplemente circunscribir los aspectos esenciales de la cuestión a un marco operativo, cuya utilidad se apreciará mejor respondiendo el cuestionario tipo bosquejado: a) Existen células goniales en reposo y en división; b) Los estratos oocitarios previos a la vitelogénesis II se hallan bien representados. El estado de los oocitos, principalmente basándonos en las vacuolizaciones presentes en los oocitos en vitelogénesis I (o previtelogénesis según Meusy y Charniaux-Cotton, 1984) no permiten determinar si evolucionarán hacia la autólisis o si corresponden al comienzo de la etapa lipídica de la vitelogénesis II (figs. 4 y 5); c) Los procesos de reabsorción están presentes, observándose los directos en oocitos en vitelogénesis I, mientras los que se aprecian en oocitos con placas de vitelo (vitelogenéticos secundarios) suelen ser de naturaleza mixta (directos y reaccionales) del tipo fagocítico folicular periférico, con liquefacción ooplásmica central (fig. 4). Se trata en todos los casos de oocitos residuales (algunos de ellos anteriores a la puesta); d) Oocitos residuales presentes, al igual que remanentes de la cisterna folicular (Schuldt, 1981) (figs. 4 y 5). Existe un elevado número de linfocitos; e) El ovario corresponde a una condición I, o sea de madurez incipiente (según Blackmore, 1969, el manejo muestral o poblacional de las condiciones gonadales permite expresar la madurez de un grupo animal mediante un índice: la condición gonadal media), f) Se trata de un proceso de encapsulación hemocitaria que tiene lugar por adhesión, cohesión y agregación (Pflugfelder, 1977; Schuldt et al., 1981). *En síntesis*: el estado congestivo del área subtecal del ovario (fig. 5) es el correspondiente a un ovario recién desovado, debiéndose vincular la presencia de los hemocitos principalmente con el desove y sólo secundariamente con el proceso de encapsulación, ya que por el grosor relativo de las paredes capsulares se infiere que la encapsulación se halla en su etapa final, y en consecuencia de escasa atracción linfocitaria. La posibilidad de restauración del ciclo ovárico es independiente de la parasitosis consignada.

Cabe señalar que las dudas manifiestas con respecto al destino ulterior del estrato en vitelogénesis I (punto b) no difieren de las que pudiera plantear un ovario carente de parásitos, ya que el animal analizado fue sacrificado en marzo, cuando poblacionalmente se detecta a más de un 50% de las hembras normales con estos oocitos en desintegración (Goldstein y De Cidre, 1974). Si la muestra hubiera correspondido a setiembre, cuando el sincronismo poblacional es elevado, y el conjunto de los animales se encamina hacia una puesta, se hubiera podido dilucidar con mayor certeza este punto. Resulta claro pues, que el conocimiento de las alternativas del ciclo sexual, así como la frecuencia de los estadios de madurez correspondientes a cada época del año es de tener en cuenta.



Figs. 4 y 5 : Detalle de la fig. 3; 4: Nótese la adyacencia de las cápsulas con metacercarias (con actividad linfocitaria pericapsular: 1) y los remanentes de estructuras de puesta: cisterna folicular (CF), formaciones foliculares satelares (flecha) y un oocito en *vitelogénesis* secundaria en reabsorción reaccional (Orr); 5: Obsérvese el edema subtecal y la afluencia de linfocitos (flecha de trazo grueso). El proceso de encapsulación se vincula con formaciones diversas, relacionadas con el folículo secundario: cisterna folicular (GF), remanentes satelares (flecha de trazo fino) y tejido folicular de sustitución (ts) (Ov_{II}: oocito en vitelogénesis secundaria con liquefacción ooplásmica central y tejido folicular de sustitución periférico; Ov_{I}: oocitos en vitelogénesis primaria).

El caso de *Phyllodistomum* sp.

La larva de este trematode digeneo no manifiesta una fidelidad regional intragonadal marcada como en el caso de *Levinseniella cruzi*, lo cual se debe en parte a su mayor tamano. La metacercaria, al instalarse en el tejido gonadal, destruye y comprime a las células germinales en forma conspicua (Schuldt, 1984).

La reacción de tipo inflamatorio que se desarrolla alrededor de la metacercaria, y en cuyo seno tiene lugar la encapsulación de la misma, extiende a su vez la ya de por sí amplia destrucción del parénquima de las gónadas de los camarones de ambos sexos (figs. 1 y2). La injuria, sin embargo, es local, coexistiendo con series germinales funcionales adyacentes a las áreas de afluencia hemocitaria. Con un número adecuado de parásitos se puede comprometer seriamente la funcionalidad de las gónadas, sin embargo, no parece adecuado hablar de castración *(sensus-strictus)*, y al igual que en el caso de *Levinseniella*, el efecto del parásito sobre la función reproductora se expresa —al menos en general— mediante la reducción de la fecundidad. Es necesario señalar que, dado lo espectacular de la reacción tisular del hospedador, es fácil incurrir en un error diagnóstico cuando no media una tipificación ajustada del proceso inflamatorio y su extensión, debiendo tenerse en cuenta necesariamente al continente gonadal en su totalidad.

El caso de *Probopyrus* cf. *oviformis*.

Hemos podido documentar (Schuldt y Rodrigues-Capítulo, 1985) que este isópodo epicárido (figs. 6 y 7) tiene efectos distintos sobre su hospedador según ectoparasite a machos o hembras de *P. argentinus*. En el primer caso —al margen de una incidencia positiva en la talla de su hospedador— no se observan alteraciones manifiestas en la serie germinal, siendo los animales afectados fecundos. En el segundo caso, se ha podido establecer que existe una detención en el desarrollo de la progenie oocitaria en las últimas etapas de la vitelogénesis I, conservándose la funcionalidad de las regiones ováricas que albergan a la multiplicación gonial, a la premeiosis, y a la previtelogénesis. Estas hembras son infecundas y por ende constituyen un ejemplo de "castración parasitaria". Obviamente, un caso como el presente, aun cuando se efectúa el análisis microanatómico de rigor, puede pasar fácilmente desapercibido si se desconoce el desarrollo del ciclo reproductor de la especie. Por lo que no debe sorprender que un parasitólogo de la experiencia del Dr. Szidat —a pesar de hallarse familiarizado con el hospedador— dejara de observar la reacción del ovario de *P. argentinus* (Szidat, 1977).

DISCUSION

Los diversos eventos de CP, tanto los mencionados en la introducción de este trabajo, como los casos de biopatología gonadal de origen parasitario en *P. argentinus* estudiados por nosotros, evidencian las distintas facetas morfológicas y funcionales que puede manifestar la misma.

Resulta pues que la denominación CP dista de ser explícita por sí misma, ya que, cuando es aplicada a casos específicos, surgen con frecuencia inconvenientes para su acotación respecto de aquellas patologías genitales de origen parasitario que únicamente conducen a una merma manifiesta en la producción gamética de los hospedadores. Quizá el mayor inconveniente para una delimitación precisa radique en la complejidad que manifiesta en sí todo ciclo reproductor, residiendo ésta en la cantidad de estratos celulares que integran el parénquima gonadal, en la numerosidad de cada uno de ellos y en los factores externos e internos cuyas interrelaciones condicionan al dinamismo gonadal. Otra faceta a tener en cuenta es una valoración justa de los procesos inflamatorios a los que frecuentemente da lugar la invasión parasitaria, haciendo posible una sobrevaluación de la reacción tisular. Al respecto conviene recordar que la gónada, especialmente la femenina, alberga en determinadas etapas del ciclo sexual a procesos de naturaleza inflamatoria que son totalmente fisiológicos, entrañando éstos, posiblemente, el mayor riesgo para interpretar adecuadamente la ingerencia del parásito que se instala en el parénquima ovárico.

Cabe mencionar la importancia que reviste una ajustada tipificación de la asociación interespecífica en sí y evitar todo enfoque estático de la dupla parásito-hospedador, intentando además determinar el origen de la asociacion, lo cual debe ser tenido en cuenta por darse el caso de que la existencia de coacciones en un consorcio cualquiera haya pasado desapercibida. Este riesgo debe ser considerado en todo consorcio catalogado *prima facie* como de beneficio unilateral y sin perjuicio para el "socio" (carposis), ya que muchas entidades de ese tipo constituyen el punto de partida para relaciones que gradualmente desembocan ya sea en el beneficio mutuo

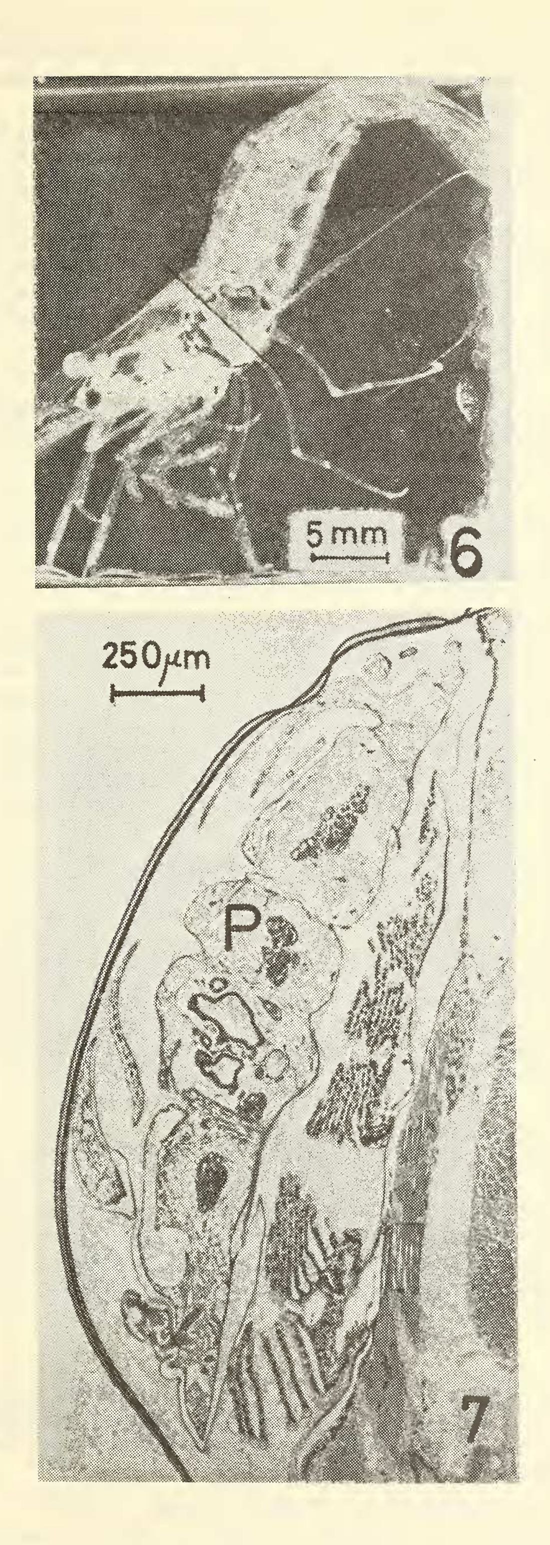


FIG.: 6 y 7: *P. argentinus* con *Proboyrus* sp. (trazo recto: área de sección parásito-hospedador), 7: Detalle de la sección (P: huésped).

(simbiosis), o bien en un aprovechamiento unilateral y perjudicial (parasitismo). Un ejemplo ilustrativo lo constituyen algunas orugas sinforiontes (un tipo de carposis) que tienden al desarrollo de hábitos ectoparasitarios. Entre los hospedadores de estas últimas (cicádidos) se constatan casos de infertilidad (Matthes, 1978).

Consecuentemente, los riesgos para diagnosticar el caracter de un disfunción reproductora reconocen dos tendencias, representando cada una de ellas eventos opuestos. Por un lado es necesario considerar la existencia de una esterilidad funcional real, resultante de una reacción de los hospedadores, caracterizada por procesos tanto conspicuos como inaparentes (ejemplo: Bopyridae);mientras que, por otra parte, debemos admitir la presencia de reacciones espectaculares que afectan directamente a entidades pertenecientes al aparato reproductor, sin que necesariamente exista una inhabilitación reproductora total, y el efecto sea estimable en términos de la fecundidad de la especie (ejemplo: posiblemente la mayoría de los trematodes digeneos con metacercarias intragonadales).

La castración, en un sentido estricto, es entendida como una acción conducente a la ablación del continente orgánico a cargo de la función reproductora. Cuando esta acción se asocia a los supuestos causantes de la misma, los parásitos, el sentido del término necesariamente comienza a diluirse e independientemente de la ampliación del concepto (véase Baudoin, 1975), ya que, para hablar de CP es necesario poseer un conocimiento acabado de la asociación parásito? - hospedador en sí y sus implicancias en el orden funcional y evolutivo. Nadie dejará de percibir la limitación real existente para concretar tal enfoque, especialmente en nuestro medio, obligando a focalizar la atención únicamente en los aspectos esenciales, vale decir aquéllos que hacen estrictamente al dinamismo de la función reproductora, lo cual en la práctica puede llegar a semejar más un traslado del problema a otro ámbito que significar una solución satisfactoria. El riesgo existe por cuanto es inmediato vincular a la supuesta alteración funcional con el estado de salud de la población afectada por el parásito, haciéndose en tal caso necesario plantear la existencia o no de morbilidad, con lo cual se multiplicarían los interrogantes. Baste mencionar que la metodología propuesta por Schwerdtfeger (1968) al respecto comprende más de 15 ítems. Posiblemente resida aquí el motivo por el cual los enfoques parasitológicos suelen adolecer de una valoración de este elemento estructural formal, a tener en cuenta para una interpretación de la mortalidad. Por otra parte, es justo señalar que los criterios diagnósticos, médico-veterinarios son de escasa utilidad para el particular.

Es deseable que las observaciones precedentes, lejos de constituir un desestímulo para tentar un enfoque integral de las complejas relaciones inherentes a las asociaciones de tipo parasitario, permitan acotar mejor ciertos aspectos básicos para los cuales —valga la insistencia— se hace necesario proceder a un análisis microanatómico de las entidades germinales involucradas, ya que sólo de esta manera será posible interpretar la dinámica de los procesos reactivos y con una real significación diagnóstica prospectiva, cuyo valor último podrá acrecentarse en la medida que la base microanatómica sea vinculada a otros aspectos biológicos. En este marco resulta de utilidad un cuestionario, o protocolo tipo, como el bosquejado con motivo del análisis del consorcio *Palaemonetes argentinus - Levinseniella cruzi.*

Relacionando lo expuesto con los ejemplos de esterilidad conocidos, se evidencia la escasa información que proporciona en la práctica la denominación CP por sí misma, por lo que debiera ser abandonada ya que carece de connotación más allá de posibilitar la agrupación de una serie de consorcios que responden al común denominador de afectar de alguna (o bien de ninguna) manera la función reproductora del hospedador. Si aceptamos la utilidad de una denominación que permita reunir a estas asociaciones, es evidente que el término CP no responde a ese objeto dado que este fenómeno integra también a quienes a menudo "no castran" y que no necesariamente son parásitos. La solución, a nuestro entender, estriba en hallar un término aceptable que sustituya a "CP".

BIBLIOGRAFIA

ABU-HAKIMA, R., 1984. Preliminary observations on the effects of *Epipenaeon elegans* Chopra (Isopoda; Bopyridae) on reproduction of *Penaeus semisulcatus* de Hann (Decapoda; Penaeidae). *Int. J. Invertebr. Reprod., 7: 51-62.*

BAUDOIN, M.,1975. Host Castration as a Parasitic Strategy. *Evolution (USA), 29 (2): 335-352.*

BECK, J.T., 1980. The effects of an isopod castrator, *Probopyrus pandalicola* on the sex characters of one of its caridean shrimp hosts, *Palaemonetes paludosus. Biol. Bull. (USA), 158: 1-15.*

BLACKMORE, D.T., 1969. Studies of *Patella vulgata* L. I. Growth, reproduction and zonal distribution. *J. Exp. mar. Ecol., 3 (2): 125-214.*

CHENG, T., 1978. Parasitología general. *Ed. A. C., Madrid, 965 pp.*

GIARD, A., 1886. De l' influence de certains parasites Rhizocéphales sur les caractères sexuels extérieurs de leur hôte. *C. R. Acad. Sci., 103- 84-86.*

GOLDSTEIN, B. y L. L. De CIDRE, 1974. Ciclo de maduración sexual y observaciones preliminares sobre el desove del camarón dulce-acuícola *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 (Crustacea, Caridea, Palaemonidae). I. Hembra. *Physis (Bs. As.) B, 33 (87): 165-176.*

KURIS, A.M., 1974. Throphic interactions: similarity of parasitic castrators to parasitoids. *Q. Rev. Biol., 49: 129-148.*

MARGALEF, R., 1977. Ecología. *Omega, Barcelona, 951 pp.*

MATTHES, D., 1978. Tiersymbiosen und änliche Formen der Vergessellschaftung. *Fischer Verlag Stuttgart, 241 pp.*

MEUSY, J. J. y H. CHARNIAUX-COTTON, 1984. Endocrine control of vitellogenesis in malacostraca crustaceans. *In:* "Advances in Invertebrate Reproduction 3" (W. Engels, et. al., eds.), pp. 231-242. Elsevier, Amsterdam.

ODUM, E.P., 1969. Ecología. *Interamericana, Méjico, 412 pp.*

PFLUGFELDER, O., 1977. Witstierreaktionen auf Zooparasiten. *Fischer Verlag Jena, 378 pp.*

REICHENBACH-KLINKE, H.-H., 1980. .Krankheiten und Schädigungen der *Fischer Verlag Stuttgart, 472 pp.*

RONDELAUD, D. y D. BARTHE, 1980. Données histopathologiques sur l'epithélium génital de *Lymnaea truncatula* Müller infestée par *Fasciola hepática* L. *Bull. Soc. Zool. Fr., 105 (4): 481-490.*

DUROZOI, M., C. RUBILIANI y G.G. PAYEN, 1980. Déroulement des gamétogenèsis chez les Crabes *Carcinus maenas* (L) et *C. mediterraneus* Czerniavsky parasités par La Sacculine. Int. *J. Invertebr. Reprod., 2(2): 107-120.*

SCHULDT, M. 1980. La estructura ovárica de *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 en relación con aspectos actuales de la morfología funcional en crustáceos superiores. *Neotrópica (La Plata), 26(76): 155-162.*

——, 1981. Interpretación funcional de cambios microanatómicos en el ovario de *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 (Crustacea Palaemonidae) durante desove y post puesta. *Limnobios (La Plata), 2(3): 141-151.*

——, 1984. Alteraciones de la función reproductora de *Palaemonetes argentinus* (Crustacea Palacomonidae) ocasionadas por la infestación con larvas de un probable *Phyllodistomum* sp. (Trematoda Digenea). *Limnobios (La Plata), 2(8): 646-651.*

SCHULDT, M. y A. RODRIGUES-CAPITULO, 1985. Biological and Pathological Aspects of Parasitism in the Branchial Chamber of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda) by Infestation with *Probopyrus* cf, *oviformis* (Crustacea: Isopoda). *J. Invertebr. Pathol., 45: 139-146.*

SCHULDT, M. y M. C. DAMBORENEA, 1986. La infestación de *Palaemonetes argentinus* (Crustacea Palaemonidae) con *Probopyrus* cf. *oviformis* (Crustacea Bopyridae) II. Observaciones sobre el habitat de las criptonisquias. *Res. X Congr. Lat. Zool. pág. 503.*

SCHULDT, M., E. C. MUÑOA y A. RODRIGUES-CAPITULO, 1981. Reacciones tisulares inherentes a la encapsulación de larvas de un trematode digeneo en *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 (Crustacea Palaemonidae). *Monografía 11 CIC Buenos Aires, 41 pp.*

SCHWERDTFEGER, F., 1968. Ökologie der Tiere.. Demökologie. *Parey Verlag Hamburg, 448 pp.*

SZIDAT, L., 1977. Descripción del ciclo vital de *Probopyrus oviformis* Nierstrasz y Brender -à- Brandis, parásito de la cámara branquial de *Palaemonetes argentinus. Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia (Parasitol.), 2(1): 1-5 (3 Lám.).*